极小种群野生植物保护研究进展与未来工作的思考

孙卫邦*，刘德团，张品

（中国科学院昆明植物研究所，云南省极小种群野生植物综合保护重点实验室，昆明 650201）

摘　要：生物多样性保护是全球的热点问题之一。极小种群野生植物（plant species with extremely small populations，PSESP）是为了"抢救性拯救保护"我国濒临高度灭绝风险的野生植物、指导我国生物多样性保护、服务于国家生态文明建设而提出来的保护生物学领域的新概念，该概念的提出引起了国际保护生物学领域的广泛关注。国家在十三五期间启动实施了极小种群野生植物拯救保护工程，并在《中华人民共和国国民经济和社会发展第十四个五年规划和 2035 年远景目标纲要》中，明确把极小种群野生植物专项拯救纳入重要生态系统保护和修复工程。极小种群野生植物的拯救保护是一项科学性强、技术性和专业性要求高、周期长的系统工程，"抢救性保护"与"系统研究"并重是科学拯救与保护极小种群野生植物的途径。开展极小种群野生植物保护的系统研究，是指导或支撑其有效保护的重要工作。该文重点从极小种群野生植物的调查与评估、生态生物学特性、繁殖技术、遗传多样性方面对近年来极小种群野生植物保护的研究工作进行系统综述，以期为极小种群野生植物的拯救保护奠定新的理论基础或思路。该文还基于极小种群野生植物保护研究现状及其未来拯救保护工作需求，对我国极小种群野生植物未来的保护研究工作重点提出了三个方面的思考。该综述可为极小种群野生植物拯救保护的系统研究提供参考。

关键词：极小种群野生植物，调查评估，生态生物学特性，繁殖技术，遗传多样性

中图分类号：Q948　　　　　　　　　　**文献标识码：**A

Conservation research of plant species with extremely small

收稿日期：2021-07-04

基金项目：国家科技基础资源调查专项项目"中国西南地区极小种群野生植物调查与种质保存（2017FY100100）"；第二次青藏高原综合考察研究（2019QZKK0502）；国家自然科学基金（32071676）[Supported by the Science and Technology Basic Resources Investigation Program of China: Survey and Germplasm Conservation of Plant Species with Extremely Small Populations in Southwest China (2017FY100100); the Second Tibetan Plateau Scientific Expedition and Research (STEP) Program (2019QZKK0502); the National Natural Science Foundation of China (32071676)]。

作者简介：孙卫邦（1964-），博士，研究员，主要从事保护生物学、资源植物学、园林植物学等研究，目前重点聚焦极小种群野生植物研究和保护实践等工作，（E-mail）wbsun@mail.kib.ac.cn。

*通信作者

populations (PSESP): Progress and future direction

SUN Weibang, LIU Detuan, ZHANG Pin
(*Yunnan Key Laboratory for Integrative Conservation of Plant Species with Extremely Small Populations*, *Kunming Institute of Botany*, *Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650201, China)

Abstract: Biodiversity conservation is one of the hottest topics at present all over the world. In order to rescue the most threatened plant species in the wild, to guide the China's biodiversity conservation and to serve the construction of national ecological civilization, a new concept of plant species with extremely small populations (PSESP) was proposed in China, which is attracting the widespread attention internationally in plant species conservation. In the past 13th Five-Year Plan period, China launched the comprehensive program for rescuing and conserving PSESP. And now, in the coming *14th Five-Year Plan for National Economic and Social Development and the Long-term Targets for 2035 of the People's Republic of China*, the rescue of PSESP is explicitly incorporated into the special aims at the conservation of important ecosystem and ecological restoration. The PSESP rescue and protection is a long-term systematic work with strong science, high technical and professional requirements. For scientifically conserving PSESP, rescue protection and system study should be given an equal weight. Undoubtedly, systematic research on the PSESP conservation is an important task to support their effective conservation. This paper is trying to systematically review the recent research works on the PSESP conservation, focusing on the surveys and assessment of the current population or individual status (including confirmation of species taxonomic status), eco-biological characteristics, propagation techniques and genetic diversity, with the aim to find new theories and to form new ideas for the conservation of PSESP. Finally, three insights into priorities for future conservation research of PSESP in China are proposed, which could be a reference to systematic research on the further PSESP conservation.

Key words: plant species with extremely small population (PSESP), surveys and assessment, eco-biological characteristics, propagation techniques, genetic diversity

野生物种是自然生态系统中的重要组成部分，被称为“植物王国”“动物王国”和“世界花园”的云南省是中国生物资源最为丰富的省份，同时也是野生物种受威胁最为严重的地区。为了拯救保护濒临高度灭绝风险的野生生物，2005 年，云南省林业厅组织专家编制了《云南省特有野生动植物极小种群保护工程项目建议书》，该建议书提到了“野生动植物极小种群”的概念，但并未对这一概念进行定义。2009 年 12 月，云南省林业厅和云南省科学技术厅组织编制了《云南省极小种群物种拯救保护规划纲要（2010-2020）和紧急行动计划（2010−2015)》，对包括动物和植物的“极小种群物种”进行了定义，但没有“野生”二字。2010 年 8 月，在国家林业局组织编制的《全国极小种群野生植物拯救保护实施方案(2011−2015)》（送审稿）中，首次使用“极小种群野生植物”，但未对其进行说明或定义（国家林业局，2010）。受国家林业局的委托，中国科学院昆明植物研究所孙卫邦研究员对该实

施方案进行了修改和补充，并基于“极小种群物种”的定义对极小种群野生植物这一概念进行了定义（孙卫邦等，2019）。2012 年 3 月 23 日，国家林业局和国家发展改革委联合下发了“关于印发《全国极小种群野生植物拯救保护工程规划（2011–2015）》的通知”（林规发[2012]59 号）的附件文本中，将极小种群野生植物的概念、定义作为“四个专栏”中的“专栏二”放入其中（国家林业局，2011）。2013 年，极小种群野生植物（plant species with extremely small populations，PSESP）的概念、定义和特点在《云南省极小种群野生植物保护实践与探索》一书中正式出版（孙卫邦，2013）。

极小种群野生植物主要有以下几个特点（Ma et al., 2013；孙卫邦，2013）：（1）强调优先性（priority），是需要优先保护的类群；（2）强调紧迫性（emergency），是亟需开展保护的类群；（3）强调抢救性（rescue），重在实施抢救性保护行动；（4）强调种群（population）层面，基于有效群体大小（effective population size，N_e）(Frankham, 1995)、最小可存活种群（minimum viable population，MVP）(Shaffer, 1981)等保护生物学理论；（5）强调人为干扰（interference），这些物种不包括自然稀有种；（6）定量提出了纳入抢救性保护物种的种群大小的指导性标准，即物种成熟个体数应小于 5 000 株和每个种群成熟个体数不超过 500 株，重点是成熟个体数少于 1 000 株、特别是个体数不超过 100 株的种类（Sun, 2016; Sun et al., 2019；孙卫邦等，2019）。

极小种群野生植物的致危因素主要包括两个方面：一是自身因素，包括繁殖障碍、花粉限制、近交衰退、坐果率低、萌发率低、幼苗死亡率高、遗传多样性低、适应能力低下等；二是外部因素，包括地质历史变迁、冰期作用、气候变暖、自然灾害、种间相互作用、动物啃食、人类采挖、生境破碎化、生境退化等。很多极小种群野生植物是数百万年前的孑遗物种，它们存活至今是大自然对人类的馈赠，在瞬息万变的世界里，这些物种可能会因为某一突发的有害事件而灭绝，这类事件的风险不仅来自人类直接造成的生境破坏或退化，还来自间接的人类影响，例如火灾、病菌、气候变化等（Crane, 2020）。每一个极小种群野生植物都有其自身的特点和致危机理，需要我们采取不同的保护措施。归结来说，极小种群野生植物强调包括加强和完善保护地体系（重点是建立保护小区或保护点，保护分布于自然保护地有效保护范围外的物种、种群或散生单株及其生境）的就地保护（*in situ* conservation），以及人工繁育基础上的近地保护（*near situ* conservation）、迁地保护（*ex situ* conservation）、种群增强（population reinforcement）、回归与种群恢复重建（reintroduction and population restoration）等的综合保护（孙卫邦，2013；孙卫邦和韩春艳，2015；孙卫邦等，2019）。

极小种群野生植物概念的提出与保护实践，在一定程度上有力地推动了我国植物物种多

样性的保护进程，正在影响着我国乃至全球受威胁植物的综合研究与保护实践。自极小种群野生植物这一概念提出以来，行政主管部门与学界进行了紧密合作，为我国植物多样性的保护和发展提供了契机（杨文忠等，2015）。目前，已有部分研究对极小种群野生植物保护或研究的进展进行了总结，发表或出版了相关专辑、专著、特刊（稿）。Ren et al. (2012)对极小种群野生植物保护和回归的现状、存在的问题进行了综述，并为未来的保护和回归提出了建议。2013 年出版的《云南省极小种群野生植物保护实践与探索》，对极小种群野生植物的概念、特点进行了详细的介绍、论述，并以部分物种的保护实践对保护方法进行了探索（孙卫邦，2013）。2016 年，国际刊物 *Plant diversity* 出版了极小种群野生植物研究专辑，发表了种子及孢子保存、遗传多样性与遗传结构、繁殖生物学、传粉生物学、种子散布等极小种群野生植物相关的研究文章，初步探明了它们的致危原因，提出了相应的保护建议和措施（Sun，2016）。2019 年 6 月，科学出版社出版了《云南省极小种群野生植物研究与保护》，对极小种群野生植物的概念形成和发展、相关政策和规划的历史沿革、云南省对极小种群野生植物的保护成效进行了全面、详细的总结、归纳和评述，并对已开展了系统研究和采取了综合保护措施的苏铁属（*Cycas* spp.）植物、华盖木（*Manglietiastrum sinicum*）、毛果木莲（*Manglietia ventii*）、滇桐（*Craigia yunnanensis*）、漾濞槭（*Acer yangbiense*）、大树杜鹃（*Rhododendron protistum* var. *giganteum*）、旱地木槿（*Hibiscus aridicola*）和贯叶马兜铃（*Aristolochia delavayi*）等物种，以典型保护实践案例的形式进行了全面提炼、分析和综述，可为其他极小种群野生植物的保护提供重要参考和借鉴（孙卫邦等，2019）。Yang et al.（2020）在国际保护生物学期刊 *Biological conservation* 发表了综述，系统总结了我国在极小种群野生植物保护方面的进展和成效，并指出弄清物种濒危机制是保护的关键，气候变化、基因组学技术的应用、保护效果评估将是今后的发展方向，未来应加强跨学科、多方合作。2020 年，《生物多样性》出版了“极小种群野生植物保育专辑”，从群落调查、生存力分析、繁殖生物学、分子标记等方面介绍了 14 个极小种群野生植物研究的案例，指出未来应加强极小种群野生植物种群衰退与更新限制机理、种群扩繁与复壮技术等研究（Ma，2020a）。此外，2020 年的《云南林业》第 242 期也刊发了“极小种群野生植物拯救保护 14 年”的特稿（节选自《云南省极小种群野生植物研究与保护》）（Ma, 2020b）。

国家在十三五期间启动实施了极小种群野生植物拯救保护工程，取得了受国际社会广为关注的成效（Sun et al., 2019; Yang et al., 2020; Crane, 2020），在《中华人民共和国国民经济和社会发展第十四个五年规划和 2035 年远景目标纲要》中（http://www.gov.cn/xinwen/2021-03/13/content_5592681.htm）明确提出把极小种群野生植物

专项拯救纳入重要生态系统保护和修复工程专栏中的自然保护及野生动植物保护规划。此外，极小种群野生植物栖息地被纳入了国家和有关省的生态红线划定方案中，极小种群野生植物的种质资源在《云南省生物多样性保护条例》受到了法律的保护（Sun et al., 2019; Yang et al., 2020）；云南省也把极小种群野生植物的拯救纳入了《云南省国民经济和社会发展第十四个五年规划和2035年远景目标纲要》中（http://www.yn.gov.cn/zwgk/zcwj/zxwj/202102/t20210209_217052.html）。中国通过像极小种群野生植物保护计划这种工程来保障珍稀植物的长期生存，正为地球做出有效和有意义的回赠，值得世界借鉴(Crane, 2020)。

极小种群野生植物的综合保护对可持续发展和最终人民生活水平的改善是非常重要的，但却是非常困难的，因为成功的、典型的案例不多，且每一物种都有其不一样的致危因素和生态生物学特性，要求我们综合考虑不同的方法(Ren et al., 2012)。为更好地指导极小种群野生植物保护，本文力求较系统地总结有关极小种群野生植物保护的研究工作，并对未来的研究重点进行一些讨论。

1 研究进展

1.1 极小种群野生植物的分类地位与调查评估

1.1.1 澄清物种的分类学地位是制定优先保护措施的前提

保护资源是有限的，确认物种身份，尤其是分类地位不明确的类群，如复合群、杂交个体、生态种（或生态型种），可避免不必要的资源浪费和不科学的管理决策。天星蕨（*Christensenia assamica*）在我国已知野外仅1个分布点共10株，被列入了国家II级重点保护野生植物名录和云南省62种亟待拯救保护的极小种群野生植物保护名录（Cai et al., 2018）。Liu et al.（2019a）以标本记录点和已知分布点为基础，采用IUCN评估标准和方法从全球尺度对天星蕨进行重新评估后发现，该物种应评为无危或近危。然而，细胞学和系统学的研究表明，我国分布的天星蕨与东南亚种群可能是两个不同的物种。因此，分布于我国的天星蕨种群是以保护一个物种的方式开展全面拯救保护，还是保护一个“特殊的种群”的目标进行保护，还需要深入研究来回答。大树杜鹃同一种群不同个体、甚至同一个体在花色、叶背被毛情况都存在变异，然而，最新的研究发现，这两个“关键性状”（花色、毛被）不能区分大树杜鹃与其原种翘首杜鹃（*Rhododendron protistum*），且大树杜鹃与翘首杜鹃的居群间遗传分化主要与地理距离相关。因此，大树杜鹃与翘首杜鹃应为同一种。鉴于我国现存所有翘首杜鹃和大树杜鹃居群都位于高黎贡山国家级自然保护区内，在资源有限的情况下，不

必分配更多的资源去优先保护“大树杜鹃”种群（Li et al., 2018a, 2018b）。对毛脉杜鹃（*R. pubicostatum*）的调查研究发现，其与锈红杜鹃（*R. bureavii*）和优美杜鹃（*R. sikangense* var. *exquisitum*）同域分布，目前仅在云南滇中地区的轿子雪山和滇东北的昭通发现 3 个数量很少的分布点，群体水平的比较形态学、繁殖殖生物学和生态学、群体遗传学等研究表明，毛脉杜鹃是锈红杜鹃与优美杜鹃自然杂交形成的，并处于自然杂交的早期阶段，与亲本之间仍然发生着基因渐渗，也就是目前的毛脉杜鹃是自然杂交后代，而不是一个分类上独立的自然杂交种，可不必开展优先保护（Zhang et al., 2020；张雪梅，2020）。

1.1.2 查清极小种群野生植物的种群现状是开展其拯救保护的基础

开展极小种群野生植物种群现状和种生境特征的补充调查与核查，全面掌握其地理分布、种群现状和生境特征，是实施保护的基础和前提，也是科学制定拯救保护措施的依据（孙卫邦和韩春艳，2015）。很多极小种群野生植物可能在我们没有注意到之前就已经灭绝了；相反，一些已宣布灭绝或野外灭绝的物种，野外调查后可能被重新发现；此外，有的极小种群野生植物通过深入野外调查发现了新的分布点或种群。虽然物种的丰富度、特有性、遗传变异、分布模拟等对物种的保护非常重要，但它们统统需要排到野外调查后面，开展野外调查，即使只调查其中 1 个种群，对了解其种群状况和制定保护计划也是必要的（Volis & Deng, 2020）。

刘德团等（2020）基于我国极度濒危杜鹃属植物的最新调查结果，结合 IUCN 物种红色名录和极小种群野生植物标准进行重新评估后认为，我国 12 个极度濒危的杜鹃物种中，4 个种的受威胁等级需要降低、1 个物种的评估数据缺乏（data deficient，DD）、1 个物种可能已灭绝（extinct）。此外，大量数据缺乏（DD）的杜鹃种类亟需开展野外调查，部分极度濒危的杜鹃种类同时符合优先开展抢救性保护的极小种群野生植物指导性标准，亟需开展抢救性保护工作。枯鲁杜鹃（*R. adenosum*）曾被认为已野外灭绝（覃海宁等，2017），最近在其模式标本产地木里县康坞（枯鲁，kulu）大寺附近山区被重新发现（Yao et al., 2020）。云南梧桐（*Firmiana major*）曾被认为野外可能已经灭绝，最近在金沙江流域的系统调查被重新发现（Yang et al., 2018），在云南境内的所有分布点都在自然保护地外，对其种群结构和更新动态研究表明，在云南境内所有分布点都受到人为干扰，导致该物种数量的急剧下降；萌蘖促进更新，但不能改变其种群衰退的趋势，该物种应作为极小种群野生植物开展抢救性保护（Li et al., 2020）。云南兰花蕉（*Orchidantha yunnanensis*）一直被误认为是兰花蕉（*O. chinensis*），由于未见到野生居群，人们普遍认为它在野外可能已处于灭绝状态，在野外调查中发现了共计 15 丛的野生居群（Cai et al., 2019）。2010 年云南省人民政府批复的 62 种优

先保护的极小种群野生植物保护名录中的漾濞槭，野外仅记载 5 株而曾被评估为极度濒危（Douglas & Chen, 2009），在充分调查后发现共 12 个分布点 703 株，为该物种受威胁状况的评估和保护体系的优化提供了科学数据（Tao et al., 2020）。卵果木莲（*Manglietia ovoidea*）被评估为极度濒危树种，但其种群数量大小不清，Han et al.（2020）近期的系统调查发现仅 6 个分布点共 80 个个体，且所有分布点都不在保护区内而位于人为活动极为严重的区域，灭绝风险极高，需要尽快采取保护行动。此外，纳入云南省极小种群野生植物保护的壮丽含笑（*Michelia lacei*）曾估计在我国仅在云南省有少于 5 个分布点共 50～60 个成熟个体，Cai et al.（2017）于 2014—2016 年共 8 次野外调查仅发现 3 个分布点共 10 株，需要采取紧急保护行动。

1.2 物种致危的生物学和生态综合研究

物种的生物学和生态学特性，如花粉散布、种子传播途径与扩散能力、种子休眠类型，物种间的相互作用、竞争能力，生境状况如土壤理化性质、微生境特征等，对极小种群野生植物的分布和定居、适应新环境和生存能力以及形成机制至关重要。理论上讲，对于濒临灭绝的极小种群野生植物而言，只有在对其生物学和生态学特征等充分了解的基础上，才能有针对性地采取科学有效的拯救保护措施。种子和花粉是植物的主要扩散方式，欧洲红豆杉（*Taxus baccata*）不同种群间分化较大，而其种子和花粉扩散距离短、种群间的基因流弱，可能限制或影响适应性（Chybicki & Oleksa, 2018）。花粉限制会影响种子的萌发，或提高、或降低、或不改变，因不同物种而异。因此，补充授粉可能会影响种群结构和种群增长模型（Baskin & Baskin, 2018），在进行种群间授粉时，应考虑不同种群间花粉对种子萌发的影响。毛果木莲和华盖木需要传粉者，但野外种群因可育个体不多、花粉不足，导致坐果率低，影响种群更新，未来对毛果木莲和华盖木的保护应考虑增加可育个体的数量或密度（Wang et al., 2017）。白旗兜兰（*Paphiopedilum spicerianum*）的传粉需要传粉者，尽管其居群破碎化严重，但仍然能维持稳定的自然繁殖率，这得益于与其同期开花的伏毛蓼（*Polygonum pubescens*）对传粉昆虫的吸引，在制定白旗兜兰保护策略时，应考虑植物间的相互作用、传粉者与食物资源间的关系（Liu et al., 2020）。Chen et al.（2016）研究了土沉香（*Aquilaria sinensis*）的传粉和种子散布发现，法尼烯、反式罗勒烯和水杨酸苄酯是土沉香花气味的主要成分，其有效传粉者为夜蛾和螟蛾，黄蜂在土沉香种子长距离散布中扮演了重要角色，因而土沉香保护工作中要特别注意保护生境中的夜蛾、螟蛾和黄蜂等。Tang et al.（2020）通过对迁地保护于昆明植物园的 4 种极小种群野生植物的传粉观察，并与其原生境的传粉特征进行了对比，提出在制定迁地或就地保护策略时，需要了解物种的繁殖策略。群落竞争的研究结果表明，

武当玉兰（*Magnolia wufengensis*）的竞争压力主要为与板栗（*Castanea mollissima*）的种间竞争，对武当玉兰的保护，可以在建立保护小区的基础上，适当砍伐周围的板栗（刘亚恒，2019）。在资源不足的情况下，种间的竞争是造成浙江安息香（*Styrax zhejiangensis*）数量少的主要原因（吴霖东等，2020）。

生境对幼苗的存活也很重要，风轮菜（*Satureja thymbra*）幼苗在灌丛生境中，可免受人类活动的干扰，对它保护的同时也要保护其灌丛生境（Pinna et al., 2021）。Denney et al.（2020）研究指出，微生境对植物的遗传变异、表型可塑性和适应能力都有影响，生境破碎化（habitat fragmentation）会影响花粉质量、限制传粉昆虫，未来的保护研究应该考虑保护植物的特殊生境或景观。蒜头果（*Malania oleifera*）存在根部半寄生的现象（Li et al., 2019）。由于根部半寄生植物与正常绿色植物的生理生态特性存在较大差异，只有对在蒜头果的根部半寄生的寄生关键时期、吸器发生和分化过程、不同寄主植物对蒜头果养分吸收和生长发育的贡献程度等特性进行系统研究的基础上，才能科学制定蒜头果保护方案和指导该经济树种的产业化发展（Li et al., 2019）。

气候变化会使物种发生显著的进化改变、产生新的遗传变异（适应或不适应），对极小种群野生植物具有潜在的威胁，增加其灭绝的风险，在制定保护规划和进行迁地保护时，应考虑气候变化（Liu et al., 2019b）。Qu et al.（2018）采用生态位模拟的方法，研究了我国 6 个极小种群野生植物当前和未来的栖息地分布，并使用保护规划软件为这些物种确定优先保护区（priority conservation areas，PCAs）。作者认为，位于 PCAs 内的自然保护区或植物园，对这些极小种群野生植物的保护是适合的，未来的保护资源应更多地投入到 PCAs 区域内，如可在现有自然保护区之外的 PCAs 内建立更多的植物园，进行迁地、近地保护。此外，建议将气候变化监测纳入我国极小种群野生植物保护规划，以降低气候变化对它们的负面影响。王卫等（2019）基于 Maxent 模型对丹霞梧桐（*Firmiana danxiaensis*）的潜在适生区进行评价，提出在进行迁地保护时，可根据其适生条件和适生区，选择适合区域开展野外回归试验扩大其种群分布。在过去的 50 多年间，气候变暖改变了水杉（*Metasequoia glyptostroboides*）的物候，使水杉的适生面积不断缩小（Zhao et al., 2020）。对于那些分布于人类活动频繁区域的极小种群野生植物，迁地保护是最经济、最实惠、最便于管理和监测的保护方法。

植物生理生态学是研究生态因子与植物生理现象之间关系的科学，它从生理机制上探讨植物与环境的关系、物质代谢和能量流动规律以及植物在不同环境条件下的适应性。对极小种群野生植物的生长发育规律、生活史的定位观测与研究，能了解物种致危原因。开展不同环境胁迫对极小种群野生植物生理生态特性的影响，研究不同胁迫、光、温、水、湿、酸盐

碱等生态因素对其种子萌发、幼苗更新、光合作用、开花结果等各个生活史阶段的作用，分析极小种群野生植物对生境变化的响应和适应能力，弄清其生理生态过程、变化规律和响应过程，揭示它们致危的生理生态机制，可为开展极小种群野生植物的保护提供理论依据。目前，极小种群野生植物生理生态学的研究还相对比较薄弱。史艳财等（2020）采用 Li-6400 便携式光合测定仪对喙核桃（*Annamocarya sinensis*）的光合-光响应曲线和光合日变化特征进行测定，表明，喙核桃具阳生植物的光合特性，现存喙核桃种群都分布于阔叶林、河谷等荫生环境中，可在阳光充足的生境开展近地保护、迁地保护与种群重建等保护工作。植物对环境的适应取决于生存环境中水分的供应状况，多数受威胁植物在水分和光合生态方面存在适应力、生存力较差的共性，表现出不耐干旱的生理特性。康洪梅等（2016）采用 7 个酸碱度的土壤对毛枝五针松（*Pinus wangii*）幼苗进行培育实验和生理指标测定，表明，弱碱性土壤更适合毛枝五针松的生长发育，其最适 pH 为 7.69～8.42，提出毛枝五针松主要分布于滇东南石灰岩地区，其土壤贫瘠、呈碱性，在开展毛枝五针松的回归与种群恢复重建时应选择土壤为弱碱性的环境进行的保护建议。

1.3 繁殖技术研究

在植物生活史中，种群的繁殖、更新是非常重要的环节。开展极小种群野生植物的迁地保护、回归与种群重建，离不开种子贮藏、萌发、育苗、组织培养等繁殖技术研究。对极小种群野生植物进行高效的人工繁殖，还能快速扩大种群数量，为其种质资源保护和可持续利用提供保障。采用有性繁殖方法，如种子育苗是保持物种遗传多样性的有效方法，对于难以用种子繁殖的物种，可进行压条、扦插、嫁接或组织培养技术等无性繁殖方法（邓莎，2020）。对极小种群野生植物从种子到幼苗的年生长动态进行研究，观察并记录萌发率、幼苗成活率、幼苗的地径、株高和根长、生长量、生长速率等性状的变化规律，深入了解种子萌发特性和种苗建成的规律，可为极小种群野生植物的人工繁殖栽培及育种生产奠定理论基础，也能为其在大自然恢复中提供理论指导。袁志永等（2019）在土沉香的扦插繁殖研究中发现，成熟老梢成活率高于嫩梢及中等梢，秋季扦插与嫁接的成活率高于春季，当砧木株高>100 cm 时，插穗的成活率最高，穗条嫁接比扦插成活率更高。曹俊林等（2020）发现，播种在河沙中的伯乐树（*Bretschneidera sinensis*）种子发芽率能够达到 46.67%，而播种在红土中的伯乐树种子的发芽率，只有 3.33%。通过观测试验对地枫皮（*Illicium difengpi*）种子萌发及幼苗生长特性进行研究，表明，地枫皮种子于 3 月中旬，气温 20 ℃左右时开始萌发，发芽率高，发芽势和发芽指数低，平均发芽天数长；在育苗期应加强水肥管理，促使其地上部分和地下部分协调生长，同时可通过适当遮阴提高幼苗成活率（刘宝玉等，2020）。

1.4 遗传多样性与综合保护研究

极小种群野生植物保护的核心是要尽可能地保护其遗传变异水平(遗传多样性与遗传结构)，也就是要保护物种的遗传完整性（孙卫邦和韩春艳，2015)。遗传多样性研究对受威胁物种保护策略的制定非常重要，开展极小种群野生植物遗传多样性与遗传结构的研究，能为制定保护措施过程中的取样策略或保护方案优化提供直接指导。截止 2020 年，已有 44 种极小种群野生植物开展了不同程度的遗传多样性研究（Yang et al., 2020)。赵琳琳（2011）对比分析了 5 株漾濞槭野生植株与人工培育 1 600 余株幼苗的遗传多样性，提出了在迁地保护和回归自然的保护实践中保存 1 600 余株苗木遗传多样性的最小取样策略；对人工培育漾濞槭苗木的亲本分析还发现，虽然培育苗木的种子仅来源于野外 1 个单株，但还有来自该分布点以外的花粉流参与了授粉，推断还有其他未发现的漾濞槭或亲缘关系很近的种类(赵琳琳，2011；Yang et al., 2015)，Tao et al.（2020）的研究工作证实这一推断。陈叶（2017）对比分析了 6 个华盖木野生居群（40 株)、2 个昆明植物园和华南植物园迁地保护群体（38 株)、4 个回归种群（74 株）共 152 个单株的遗传多样性后发现，昆明植物园和华南植物园分别保存了野生华盖木 70.27%及 32.43%的遗传多样性，4 个回归自然种群保存野外华盖木遗传多样性在 46.85%～54.05%之间，为进一步开展华盖木迁地保护和回归自然提供了直接指导。

对极小种群野生植物遗传多样性的研究能够了解其种群进化历史、进化潜力和对环境的适应性，从而为保护策略的制定提供指导。一般认为，拥有较高的遗传多样性是种群存活和应对环境压力的保障（Markert et al., 2010)，增强遗传多样性是维持物种长期存活和适应能力的最好方法（Ralls et al., 2020)。然而，并非所有极小种群野生植物的遗传多样性都低，如华盖木(陈叶，2017)、毛果木莲(王斌，2017)、漾濞槭(Yang et al., 2015；陈娅玲，2020)、滇桐（Yang et al, 2016）等。土壤种子库、雌雄性比、平衡选择、突变速率、群体历史（比如遗传瓶颈、迁移事件）和近期人类干扰等都会影响遗传多样性。遗传多样性水平与物种灭绝风险之间不存在简单的负相关关系，制定和实施有效的保护遗传策略时，应综合考虑遗传多样性、有害突变和生态等因素对物种适应性的影响（Teixeira & Huber, 2021)。研究表明，种群尺度的大幅减少并不会立即导致遗传多样性的丧失和适合度下降，可能是由于土壤种子库作为种群遗传多样性的储备库（Munzbergova et al., 2018)，这也是部分已宣布野外灭绝的植物在一段时间后又重现的原因之一。对于雌雄异株的物种，当种群的雌性个体增加时，有性生殖的增加会促使种群的遗传多样性增加(Rosche et al., 2018)。兰灰桉(*Eucalyptus caesia*)的遗传多样性研究表明，种群中较老的个体拥有更高的遗传变异，对保持种群或物种水平的遗传多样性很重要，更应该受到保护（Bezemer et al., 2019)。草本和木本植物应该选择不同

的保护方法，木本植物通常世代周期长，对生境破碎化、气候变化反应不敏感，在木本植物就地保护时，可采集不同居群的种子萌发后移栽，提高树种的有效种群大小；而草本植物则相反，在就地保护时，应以保护其生境为主（Chung et al., 2020）。

突变是物种遗传变异的来源，是增加遗传多样性的途径之一，但并不是所有突变都是有益的，植物在进化过程中会产生少量的有害突变。尽管自然选择、遗传漂变或重组能清除有害突变，但有害突变也会与有益变异连锁或搭便车而不断积累（Zhang et al., 2016）。极小种群野生植物的现存种群极小，常常因为近交而导致遗传多样性的不断丧失，进而导致近交衰退和种群适应环境条件改变的能力降低。极小种群野生植物有着较小的种群和局限的分布，可能与积累了更多的有害突变，导致适合度降低，适应能力低下，扩张能力受限有关（Willi et al., 2018）。有害突变的积累会导致突变消融，即突变导致种群尺寸和适合度降低，甚至种群灭绝（Zhang et al., 2016）。近交影响物种适合度，其机理就是因为近交导致纯合等位基因增加、隐性有害突变得以大量表达（Kyriazis et al., 2021）。

对极小种群野生植物实施遗传拯救（genetic rescue），可增加遗传多样性，提高适合度，增强适应能力。在进行遗传拯救时，应考虑有害突变的影响。基因组学的进步，为我们研究有害突变带来了很大的便利，我们可以检测每个物种、甚至每个个体的有害突变数量，进而确定哪个种群或个体的有害突变更多，哪个种群或个体更濒危，以此制定更精细的迁地保护和遗传拯救措施。Kyriazis et al.（2021）研究认为，大种群拥有更多的隐性有害突变，当大种群收缩时，由于近交几率增加，这些隐性有害突变会表现出来，更容易灭绝。所以，在进行遗传拯救时，应将小种群的遗传物质（如花粉、种子、或个体）引入到大种群中，因为小种群物种经过强烈的选择性清除作用，拥有的隐性有害突变较少。Del Vecchio et al.（2019）认为，在进行遗传拯救时，应尽量选择大种群的遗传物质对小种群进行拯救，经过遗传混合后可降低小种群（recipient population）物种的遗传负荷、增加适合度，尤其是当遗传物质供给种群（donor population）的有效种群尺寸（effective population size，N_e）较大时，这种效果更显著（Kim et al., 2018）。通常，一个物种的最小存活种群（minimum viable population，MVP）为 1 000 时，才能阻止有害突变的积累（Harrison et al., 2019）。如果异交衰退率很低，在设计破碎化极小种群物种保护恢复方案时，基因流应当作为默认评估的内容（Ralls et al., 2018）。基因流不仅能增加后代的遗传多样性，还可带来新的适应性遗传变异，增加极小种群野生植物的适合度（Fitzpatrick et al., 2020）。遗传拯救就是通过增加种群间的基因流，提高遗传多样性，增强物种的适应和生存能力。James et al.（2018）研究指出，人类活动导致的生境破碎化已不可避免和重塑，但在 36 km 地理范围内，破碎化的大果苏铁（*Cycas*

megacarpa）种群（或个体）间的基因流强烈；未来对大果苏铁的保护应重点考虑种群间的基因流，最佳的保护设计是补充种植，形成 36 km 范围内的潜在集合种群（metapopulation）。

随着全基因组测序成本的降低，使得从全基因组层面揭示物种的种群历史动态、长期的适应性演化与短期，尤其是近期的快速环境适应等特征来深度解析极小种群野生植物的高风险灭绝机制成为可能。Yang et al.（2019）完成了首例槭树科植物漾濞槭全基因组测序和组装，获得了染色体水平的高质量全基因组，为进一步开展其致危原因和保护研究奠定了基础。近期，我们对漾濞槭 10 个分布点共 105 个野生个体的全基因组重测序分析显示（尚未公开发表资料），该物种可划分为 7 个遗传组分，大部分种群间存在遗传混合，这与它们间的地理距离近、交配系统有关；对漾濞槭的群体历史进行 Stairway plot 和 fastsimcoal2 分析表明，其祖先种群早期（0.7～0.9 Ma）经历了一次瓶颈效应，其中的一个种群与其他种群大约在 60 000 年前分化，随后又各自经历了一次瓶颈效应；漾濞槭有害突变积累位点出现频率较低，且非均匀地分布于 13 条染色体上，被认为与物种适应性密切相关的纯合有害突变积累位点因种群而异，且与近交衰退呈正相关。天目铁木（*Ostrya rehderiana*）全球仅存 5 株，基因组测序研究表明，如此极小的种群能长期存活，在于它能比其同属植物 *O. chinensis* 更有效地清除严重有害突变，降低了近交衰退的危害（Yang et al., 2018）。蒜头果(Xu et al., 2019)和云南蓝果树(Mu et al., 2020)也开展了基因组测序工作，为开展其致危原因和综合保护研究奠定了基础。

2 未来保护研究工作的思考

2.1 极小种群野生植物保护名录的动态更新问题

极小种群野生植物具有人为干扰严重和保护的优先性、紧迫性、抢救性、种群水平保护等特点。制定极小种群野生植物保护名录是实施极小种群野生植物“抢救性保护”的前提，是编制阶段性保护行动计划的依据，开展保护行动是实现名录中所列物种免于灭绝或严重受威胁处境的手段。我国物种资源极为丰富，同时受威胁严重的物种种类也很多，需要开展“抢救性保护”的极小种群野生植物也不少。因此，基于对一个阶段所列极小种群野生植物保护名录（国家或地方）中的物种“抢救性保护”成效进行评估的基础上，依据最新的野外调查、考察及研究成果，制定必要的物种选择原则和标准，及时调整、修正、更新、补充和完善，把不再适合列为极小种群野生植物保护的种类（如：经过调查发现种群数量很大的物种、分类学上存在争议的种类、研究证实为自然杂交后代的类群等）、已达到“抢救性保护”目标或脱离灭绝风险等的物种及时剔除，留出资源来拯救那些处于极度灭绝边缘的极小种群野生

植物。《全国极小种群野生植物保护工程规划（2011-2015 年）》的第一个五年计划已经完成，且成效显著（Yang et al, 2020; 孙卫邦等，2019），国际同行高度评价（Crane, 2020）。建议国家层面应尽快完成极小种群野生植物保护名录的修订、发布和编制相应拯救保护规划，指导未来 5 到 10 年国家层面的极小种群野生植物保护与研究工作。各省也应对已有保护名录进行相应的调整和更新，云南省最近已经发布了《云南省极小种群野生植物保护名录（2021 版）》（征求意见稿）公开征求意见，其中的调整依据、制定过程、极小种群野生植物提名指导性原则、名录情况（包含 101 种植物）可以作为参考或借鉴。

2.2 保护有效性指标体系建立与评估问题

监测和评估是生物多样性保护工作与环境管理决策的重要依据，基于准确评估做出科学的决策，并开展精准保护，可避免时间、人力、财力资源的浪费，为真正亟需抢救保护的物种赢得时间（刘德团和马永鹏，2020）。尽管长期监测很重要，但超过 10 年的长期监测非常少（Van Rossum & Hardy, 2020）。极小种群野生植物保护究竟回归或迁地等保护了多少种类、数量、面积？这些工作的投入与成效如何？哪些种类已减轻了灭绝的几率？哪些种类仍需继续投入？探索、研究和建立科学的保护有效性评价指标体系，就显得尤为重要。极小种群野生植物保护成效的定量评估方法、评价体系、指标、标准或规范是什么？成活率、植株大小、生长速率、能开花结果、属于受保护的种类、保护地或保护体系的面积、遗传多样性的比例、人工干预下能正常生长或繁殖等，这些能否作为一个极小种群野生植物保护成功的指标？这些指标能反应什么问题？极小种群野生植物大多为木本植物，世代时间（从种子到种子）较长，需要数年至数十年。迁地保护和回归自然的植物“能开花结果”或许是评估保护成功最基本的标准，但就这一基本标准对一些木本植物来说也是一个漫长的过程。昆明植物园迁地保护的华盖木，从种子育苗开始经过近 30 年的保育才首次开花，漾濞槭也要七年左右的时间才能开花结实（Sun et al., 2017）。理论上讲，一个回归的种群（含增强回归）最终成功的标准是这个种群能自然更新、自我维持、对生境无害、并能参与其所处生态系统的生态过程，这对于多数物种、特别是树木，更是一个漫长的过程。可以说，目前还没有一种植物的回归达到这个标准。Griffith et al.（2021）对樱桃椰（*Pseudophoenix sargentii*）的迁地保护研究表明，迁地保护其中的一个种群就能达到全球植物保护战略（global strategy for plant conservation）提出的保存一个物种 70%以上的遗传多样性的标准。因此，仅以物种水平的遗传多样性不足以评估保护有效性，未来对极小种群野生植物的保护，应强调种群水平上遗传多样性保护比率，而不仅仅是物种水平的多样性，从而保护更多的极小种群野生植物遗传变异。种群生存力分析或许是评估种群所受威胁、灭绝或衰退风险以及恢复可能性的有效方

法（陈冬东和李镇清，2020）。

从某种意义上讲，极小种群野生植物是国家的战略性生物资源，如何科学保护好这些资源的同时实现其可持续利用是我们需要面对的问题。从国家到地方政府，已投入了大量资源（时间、资金和项目、团队和人员等）保护极小种群野生植物。如 2009—2017 年期间，云南省累计投入极小种群野生植物拯救保护专项资金 2 158 万元、拯救保护项目 92 个（孙卫邦等，2019）。人们常会问，到底这些投入值不值得？这些保护对象有什么价值？极小种群野生植物对国家、乃至全球社会经济发展和生态文明建设有什么贡献？要回答这些问题，需要在已有极小种群野生植物种质资源（种子、DNA 材料、离体培养物、活植物等）收集保存的基础上，深度评价其遗传学特征、化学生物学特性、经济利用价值、生态适应性、生态系统服务价值（如水土保持、生态修复、防风固沙）、碳中和价值等，突破极小种群野生植物种质资源评价的关键技术，形成科学、系统的评价技术体系，建立种质资源特性数据库，从而为极小种群野生植物资源发掘利用提供科学依据与技术支撑。

生物多样性保护对人类社会的可持续发展起着重要作用，而保护工作的成败与经济结构和经济发展有着密不可分的关系（Wang et al., 2020）。如何更好地开发利用？如何以利用促进保护？对于那些市场需求量大的、确有开发前景的极小种群野生植物，可从政府层面扶持一些企业或合作社。探索自然保护和资源利用的新模式，发展以生态产业化和产业生态化为主体的生态-经济-保护体系，改善人民的生产生活水平的同时，促进极小种群野生植物的保护。突破有重要价值的极小种群野生植物的快繁技术，开展规模化和规范化栽培研究与技术推广，解决市场供需矛盾，推进生物资源的可持续利用。

2.3 保护理论及技术研究方面

2.3.1 充分利用监测与研究大数据，构建预测模型

大部分研究都是基于极小种群野生植物当前的状况，针对单一或少数物种开展的研究，缺乏系统、综合、长期的研究。由于资源和条件的限制，开展长期监测和系统研究、从种子到幼苗生活史清晰的物种不多；新工具、新方法不断涌现，大量野外调查数据与研究数据不断积累或发表，但相关整合研究较少。Zizka et al.（2021）采用深度神经网络对全球兰科植物进行了自动保护评估显示，该自动评估方法准确性在 80%以上，甚至当分布数据存在错误或可用分布数据较少时，仍然显示出强大之处；与国际自然保护联盟（IUCN）方法相比，具有显著极低的地理评估偏差。基于标本或种群信息，采用计算机软件对极小种群野生植物进行分布区预测和生态位模拟的研究也是一种建模的方法，但极小种群野生植物存在种群数量少，现有模型不能进行生态位模拟或分布区预测，或模拟与预测结果不准确。

从集合种群的角度来说，生境的异质性、随机性、生物入侵、扩散、物种间的相互作用等生态因素与保护都有关系，虽然对这些不同层面的单一研究很多，但把它们整合起来的研究很少，把它们整合起来解决保护问题的研究就更少（Chase et al., 2020）。如何基于极小种群野生植物的分布、数量、种群、伴生物种、群落、生境、物候、气候、遗传多样性等调查、监测和研究的数据，构建预测模型，研究其“形成-维持”机制和“灭绝-濒危-恢复”机制，发展或提出新的理论或假说，是一个极具挑战的问题，也是亟待突破的瓶颈。

2.3.2 开展极小种群野生植物的最小生存种群研究，更好的指导保护

最小可存活种群（MVP）为 5 000，即成熟个体数需要大于等于 5 000 个，这通常是一个被认为不受物种种类、生活史周期长短、遗传多样性高低影响的准则，对保护措施制定和保护实践非常重要，但 Flather et al.（2011）认为，真实的 MVP 从数百到数万变化，与物种种类、环境条件、密度制约、生活史特征、种群增长速率等密切相关，根本不存在唯一的 MVP 准则。Brook et al.（2011）认为，MVP 对保护是很有必要的，尽管 MVP 在物种间、甚至亚种群间可能存在变异和不确定性，也没有统一的通用准则，但认为 MVP 准则不完美或担心误用而忽略 MVP 谈保护的做法是轻率的，天气预报也有不准的时候，凭直觉或经验的 MVP 更不科学。Jamieson & Allendorf（2012）认为，有效种群大小（N_e）的“50/500”法则提出的 “阻止近交衰退的 $N_e = 50$，物种长期维持的 $N_e = 500$”，这很容易让保护人员误以为 500 个个体就能达到物种保护所需的 MVP；因种群的实际调查大小（census population size, N_c）通常是 N_e 的 10 倍，物种长期维持的 $N_e = 500$，即要求 N_c 要大于或等于 5 000，这也与 MVP=5 000 的准则是一致的，MVP 绝不是几十或几百的水平，而是数千的水平。Frankham et al.（2014）认为，以往的研究中，低估了遗传因素的影响，“50/500”法则应该加倍，即为“100/1000”法则，这更要求 MVP 大于或等于 10 000，建议 N_c/N_e 为 0.1～0.2，即 N_c 为 N_e 的 10～20 倍。

关于 MVP 的研究，多数集中在动物，而对植物的研究不多。Lochran et al.（2007）对 2007 年以前 30 年间有关 MVP 的研究文献进行统计分析发现，在 212 个研究了 MVP 的物种中，植物只有 22 种（占 10.58%），对于研究的 22 种植物，其平均的 MVP 为 4 824（2 512～15 992）。为推动我国极小种群野生植物的保护事业，基于国内外对物种 MVP 的研究，结合我国对受威胁物种保护实践，我们提出了物种成熟个体（植株）少于 5 000，每个种群成熟个体不超过 500，但重点是成熟个体少于 1 000、特别是成熟个体在 100 株以内的种类，作为中国极小种群野生植的拯救保护的指导性标准（Sun, 2016; Sun et al, 2019；孙卫邦等，2019），这为国家或地方极小种群野生植物保护名录的筛选提供了指导。由于 MVP 受到物

种种类、生活史特征、种群更新能力、世代长短等因素的影响，在未来的研究工作中，要求针对不同的极小种群野生植物物种，研究其具体的 MVP 水平，居于多物种的 MVP 的系统研究，提出能更科学地指导我国乃至全球极小种群野生植物拯救保护的指导性 MVP 标准。

2.3.3 补足研究“短板”，“研以致用”，将理论成果切实的应用到保护实践中

Ottewell et al.（2016）提出了一套保护指南，需要结合繁育系统、遗传多样性、遗传分化和基因流大小，这要求在制定极小种群野生植物保护策略或规划时，要尽可能全面地了解和弄清一个物种的繁育系统、遗传多样性、遗传分化和基因流大小等多个方面。欧洲、北美、澳大利亚三个地区的物种保护计划中，只有北美更多地考虑了遗传因素的影响（Pierson et al., 2016）。很多保护行动都是先于研究而开展的，或研究与保护脱节，研究主体与实际开展保护行动的人员间不存在联系或联系少。关于极小种群野生植物的研究结果、致危的可能原因、“完美的”保护措施建议和方案，更多的只存在于研究论文中。如何将种群或群落生态学、繁殖生物学、遗传多样性与遗传结构等保护生物学研究成果应用到保护计划或实践中去，需要在今后极小种群野生植物拯救保护实践中重点考虑。

目前，有关极小种群野生植物的生理生态适应性研究极少，弄清极小种群野生植物的生理生态适应性，可预测种群变化趋势和对环境变化的响应，为就地保护和迁地保护提供指导，由此，还产生了保护生理学（conservation physiology）（Wikelski & Cooke, 2006）这一学科。为更好地指导保护策略的制定和保护实践，Cooke et al.（2021）提出了 100 个保护生理学研究的科学问题，涉及适应性、人类导致的环境变化、生物入侵、监测方法与指标、生物间的相互作用、政策法规、污染、恢复行动、濒危物种和城市化等 10 个研究领域。有关土壤微生物与极小种群野生植物相互关系的研究也极为缺乏，微生物与植物的适应性在实验培养条件下已被证实，野外条件下的研究应加强；宿主相关微生物与植物适应性相关，但自由（free-living）微生物与植物适应性的研究需加强（Kraemer & Boynton, 2017）。打开地下部分研究的“黑箱”，对极小种群野生植物保护将是另一番天地。

因此，未来需要加强极小种群野生植物的比较保护基因组学、生理生态和根际土壤生态学的综合研究，深度揭示极小种群野生植物的种群进化历史、进化潜力、适应性及其生理生态适应机制，解析极小种群野生植物与其他生物或非生物互作关系，从而构建极小种群野生植物科学保护理论体系，更好地指导极小种群野生植物的抢救性保护工作。

参考文献：

BASKIN JM, BASKIN CC, 2018. Pollen limitation and its effect on seed germination [J]. Seed

Sci Res, 28(4): 253−260.

BEZEMER N, KRAUSS SL, ROBERTS DG, et al., 2019. Conservation of old individual trees and small populations is integral to maintain species' genetic diversity of a historically fragmented woody perennial [J]. Mol Ecol, 28(14): 3339−3357.

BROOK BW, BRADSHAW CJA, TRAILL LW, et al., 2011. Minimum viable population size: Not magic, but necessary [J]. Trends Ecol Evol, 26(12): 619−620.

CAO JL, WANG YX, 2020. Experimental study on seedling and cutting technology of *Bretschneidera sinensis* [J]. Seed Sci Technol, 297(21): 31−32. [曹俊林，王玉喜，2020. 伯乐树种子育苗及扦插技术试验研究[J]. 种子科技，297(21)：31−32.]

CAI L, DAO ZL, SUN WB, 2017. Urgent protection is required for *Michelia lacei* (Magnoliaceae) in Yunnan, China [J]. Oryx, 51(2): 203−207.

CAI L, DAO ZL, SUN WB, 2019. Discovery of a wild population of *Orchidantha yunnanensis* in south-east Yunnan,China [J]. Oryx, 53(3): 409−414.

CAI L, ZHANG GL, XIANG JY, et al., 2018. Rescuing *Christensenia aesculifolia* (Marattiaceae), a plant species with an extremely small population in China [J]. Oryx, 53(3): 436−438.

CHASE JM, JELIAZKOV A, LADOUCEUR E, et al., 2020. Biodiversity conservation through the lens of metacommunity ecology [J]. Ann Ny Acad Sci, 1469(1): 86−104.

CHEN DD, LI ZQ. 2020. Population viability analysis of wild plant with extremely small populations (WPESP): Methods, problems and prospects [J]// MA KP. Special issue for conservation and propagation of plant species with extremely small populations. Biodivers Sci, 28(3): 263−400. [陈冬东，李镇清，2020. 极小种群野生植物生存力分析：方法、问题与展望[J]//马克平. 极小种群野生植物保育专辑. 生物多样性，28(3)：263−400.]

CHEN G, LIU CQ, SUB WB, 2016. Pollination and seed dispersal of *Aquilaria sinensis* (Lour.) Gilg (Thymelaeaceae): An economic plant species with extremely small populations in China [J]. Plant Divers, 38: 227−232.

CHEN Y, 2017. Conservation biology of *Manglietiastrum sinicum* Law (Magnoliaceae), a plant species with extremaly small populations [D]. Kunming: Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences: 42−70. [陈叶，2017. 极小种群野生植物华盖木的保护生物学研究[D]. 昆明：中国科学院昆明植物研究所：42−70.]

CHEN YL, 2020. Using SSR molecular markers to assess genetic divesrty and pollen flow for *Craigia yunnanensis*, a plant species with extremely small populations (PSESP) [D]. Kunming: Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences: 1−83. [陈娅玲，2020. 基于 SSR 分子标记的极小种群野生植物滇桐遗传多样性和花粉流研究[D]. 昆明：中国科学院昆明植物研究所：1−83.]

CHEN Y, CHEN G, YANG J, et al., 2016. Reproductive biology of *Magnolia sinica*, a threatened species with extremely small populations in Yunnan, China [J]. Plant Divers, 38:253−258.

CHUNG MY, SON S, HERRANDO-MORAIRA S, et al., 2020. Incorporating differences between genetic diversity of trees and herbaceous plants in conservation strategies [J]. Conserv Biol, 34(5): 1142−1151.

CHYBICKI IJ, OLEKSA A, 2018. Seed and pollen gene dispersal in *Taxus baccata*, a dioecious conifer in the face of strong population fragmentation [J]. Ann Bot, 122(3): 409−421.

COOKE SJ, BERGMAN JN, MADLIGER CL, et al., 2021. One hundred research questions in

conservation physiology for generating actionable evidence to inform conservation policy and practice [J]. Conserv Physiol, 9(1): coab009.
CRANE P, 2020. Conserving our global botanical heritage: The PSESP plant conservation program [J]. Plant Divers, 42(4): 319−322.
DEL VECCHIO S, PIERCE S, FANTINATO E, et al., 2019. Increasing the germination percentage of a declining native orchid (*Himantoglossum adriaticum*) by pollen transfer and outbreeding between populations [J]. Plant Biol, 21(5): 935−941.
DENNEY DA, JAMEEL MI, BEMMELS JB, et al., 2020. Small spaces, big impacts: contributions of micro-environmental variation to population persistence under climate change [J]. Aob Plants, 12(2): plaa005.
DENG S, WU YN, WU KL, et al., 2020. Breeding characteristics and artificial propagation of 14 species of wild plant with extremely small populations (WPESP) in China [J]. Biodivers Sci, 28(3): 385−400. [邓莎，吴艳妮，吴坤林，等，2020. 14 种中国典型极小种群野生植物繁育特性和人工繁殖研究进展[J]. 生物多样性，28(3)：385−400.]
DOUGLAS G, CHEN YS, 2009. The red list of maples [M]. Botanic Gardens Conservation International: 27−27.
FITZPATRICK SW, BRADBURD GS, KREMER CT, et al., 2020. Genomic and fitness consequences of genetic rescue in wild populations [J]. Curr Biol, 30(3): 517−522.
FLATHER CH, HAYWARD GD, BEISSINGER SR, et al., 2011. Minimum viable populations: Is there a ‘magic number’ for conservation practitioners? [J]. Trends Ecol Evol, 26(6): 307−316.
FRANKHAM R, 1995. Effective population size/adult population size ratios in wildlife: A review [J]. Genet Res, 66(2): 95−107.
FRANKHAM R, BRADSHAW CJA, BROOK BW, 2014. Genetics in conservation management: Revised recommendations for the 50/500 rules, Red List criteria and population viability analyses [J]. Biol Conserv, 170: 56−63.
GRIFFITH MP, CARTWRIGHT F, DOSMANN M, et al., 2021. *Ex situ* conservation of large and small plant populations illustrates limitations of common conservation metrics [J]. Int J Plant Sci, 182: 4.
HAN CY, TAO LD, SUN WB, 2020. Distribution and conservation status of *Magnolia ovoidea* (Magnoliaceae): A critically endangered species in southeast Yunnan, China [J]. Oryx, 54(4): 466-469.
HARRISON JG, FORISTER ML, MCKNIGHT SR, et al., 2019. Rarity does not limit genetic variation or preclude subpopulation structure in the geographically restricted desert forb *Astragalus lentiginosus* var. *piscinensis* [J]. Am J Bot, 106(2): 260−269.
JAMES HE, FORSTER PI, LAMONT RW, et al., 2018. Conservation genetics and demographic analysis of the endangered cycad species *Cycas megacarpa* and the impacts of past habitat fragmentation [J]. Aust J Bot, 66(2): 173−189.
JAMIESON IG, ALLENDORF FW, 2012. How does the 50/500 rule apply to MVPs? [J]. Trends Ecol Evol, 27(10): 578−584.
KANG HM, ZHANG SS, YANG WZ, et al., 2016. Effects of soil pH on physiological characteristics of *Pinus wangii* [J]. J NE For Univ, 44(6): 4-6. [康洪梅，张珊珊，杨文忠，等，2016. 土壤 pH 值对极小种群毛枝五针松生理特性的影响[J]. 东北林业大学学报，44(6)：4−6.]

KRAEMER SA, BOYNTON PJ, 2017. Evidence for microbial local adaptation in nature [J]. Mol Ecol, 26(7): 1860−1876.

KYRIAZIS CC, WAYNE RK, LOHMUELLER KE, 2021. Strongly deleterious mutations are a primary determinant of extinction risk due to inbreeding depression [J]. Evol Lett, 5(1): 33−47.

LI AR, MAO P, LI YJ, 2019. Root hemiparasitism in *Malania oleifera* (Olacaceae), a neglected aspect in research of the highly valued tree species [J]. Plant Divers, 41(5): 347−351.

LI CJ, CHEN YL, YANG FM, et al., 2020. Population structure and regeneration dynamics of *Firmiana major*, a dominant but endangered tree species [J]. For Ecol Manag, 462: 117993.

LI SH, SUN WB, MA YP, 2018a. Does the giant tree rhododendron need conservation priority? [J]. Glob Ecol Conserv, 15: e00421.

LI SH, SUN WB, MA YP, 2018b. Current conservation status and reproductive biology of the giant tree Rhododendron in China [J]. Nord J Bot, e01999.

LIU BY, TANG H, WANG ML, et al., 2021. Seed germination and seedling growth and development characteristics of *Ilicicum difengpi*, an endemic plant of karst region [J]. Seed, 40(1): 63−67. [刘宝玉，唐辉，王满莲，等，2021. 喀斯特特有植物地枫皮种子萌发及幼苗生长发育特性研究[J]. 种子，40(1)：63−67.]

LIU DT, CHANG YH, MA YP, 2020. Unclear resource background seriously restricts biodiversity conservation of *Rhododendron* in China [J]. Plant Sci J, 38(4): 517−524. [刘德团，常宇航，马永鹏，2020. 本底资源不清严重制约我国杜鹃花属植物的生物多样性保护[J]. 植物科学学报，38(4)：517−524.]

LIU DT, MA YP, 2020. Plant diversity monitoring: A review [J]. Chin Appl Ecol, 31(2): 667−673. [刘德团，马永鹏，2020. 植物多样性监测研究进展[J]. 应用生态学报，31(2)：667−673.]

LIU HM, SCHNEIDER H, YU Y, et al., 2019a. Towards the conservation of the Mesozoic relict fern *Christensenia*: A fern species with extremely small populations in China [J]. J Plant Res, 132(5): 601−616.

LIU L, WANG Z, HUANG LJ, et al., 2019b. Chloroplast population genetics reveals low levels of genetic variation and conformation to the central-marginal hypothesis in *Taxus wallichiana* var. *mairei*, an endangered conifer endemic to China [J]. Ecol Evol, 9(20): 11944−11956.

LIU Q, WANG XL, FINNEGAN PM, et al., 2020. Reproductive ecology of *Paphiopedilum spicerianum*: Implications for conservation of a critically endangered orchid in China [J]. Glob Ecol Conserv, 23: e01063.

LIU YH, 2019. Conservation research on wild plant species with extremely small population in Hubei Province based on hegyi competition index [D]. Wuhan: Hubei University: 80−81. [刘亚恒，2019. 基于 hegyi 竞争指数的湖北省极小种群野生植物保护研究 [D]. 武汉：湖北大学：80−81.]

LOCHRAN WT, COREY JAB, BARRY WB, 2007. Minimum viable population size: A meta-analysis of 30 years of published estimates[J]. Biol Conserv, 139: 159−166.

MA KP (Editor-in-Chief), 2020a. Special issue for conservation and propagation of plant species with extremely small populations [J]. Biodivers Sci, 28(3): 263−400. [马克平（主编），2020a. 极小种群野生植物保育专辑 [J]. 生物多样性, 28(3): 263−400.]

MA X (Editor-in-Chief), 2020b. Special report for fourteen years' rescue and conservation of

plant species with extremely small populations [J]. Yunnnan For, 242: 24−67. [马星（主编），2020b. 极小种群野生植物拯救保护 14 年 (特稿) [J]. 云南林业，242: 24−67.]

MA YP, CHEN G, EDWARD GRUMBINE R, et al., 2013. Conserving plant species with extremely small populations (PSESP) in China [J]. Biodivers Conserv, 22(3): 803−809.

MARKERT JA, CHAMPLIN DM, GUTJAHR-GOBELL R, et al., 2010. Population genetic diversity and fitness in multiple environments [J]. BMC Evol Biol, 10(1): 205.

MU WX, WEI J, YANG T, et al., 2020. The draft genome assembly of the critically endangered *Nyssa yunnanensis*, a plant species with extremely small populations endemic to Yunnan Province, China [J]. Gigabyte: 2020050417.

MUNZBERGOVA Z, SURINOVA M, HUSAKOVA I, et al., 2018. Strong fluctuations in aboveground population size do not limit genetic diversity in populations of an endangered biennial species [J]. Oecologia, 187(3): 863−872.

OTTEWELL KM, BICKERTON DC, BYRNE M, et al., 2016. Bridging the gap: A genetic assessment framework for population-level threatened plant conservation prioritization and decision-making [J]. Divers Distrib, 22(2): 174−188.

PIERSON JC, COATES DJ, OOSTERMEIJER JGB, et al., 2016. Genetic factors in threatened species recovery plans on three continents [J]. Front Ecol Environ, 14(8): 433−440.

PINNA MS, BACCHETTA G, COGONI D, et al., 2021. Recruitment pattern in an isolated small population of the Mediterranean dwarf shrub *Satureja thymbra* L. and implication for conservation [J]. Rend Lincei-Sci Fis, 32(1): 205−213.

QIN HN, YANG Y, DONG SY, et al., 2017. Threatened species list of China's higher plants [J]. Biodivers Sci, 25(7): 696−744. [覃海宁，杨永，董仕勇，等，2017. 中国高等植物受威胁物种名录 [J]. 生物多样性，25(7)：696−744.]

QU H, WANG CJ, ZHANG ZX, 2018. Planning priority conservation areas under climate change for six plant species with extremely small populations in China [J]. Nat Conserv-Bulgaria, 25: 89−106.

RALLS K, BALLOU JD, DUDASH MR, et al., 2018. Call for a paradigm shift in the genetic management of fragmented populations [J]. Conserv Lett, 11(2): e12412.

RALLS K, SUNNUCKS P, LACY RC, et al., 2020. Genetic rescue: A critique of the evidence supports maximizing genetic diversity rather than minimizing the introduction of putatively harmful genetic variation [J]. Biol Conserv, 251: 108784.

REN H, ZHANG QM, LU HF, 2012. Wild plant species with extremely small populations require conservation and reintroduction in China [J]. AMBIO, 41: 913−917.

ROSCHE C, SCHRIEBER K, LACHMUTH S, et al., 2018. Sex ratio rather than population size affects genetic diversity in *Antennaria dioica* [J]. Plant Biol, 20(4): 789−796.

SHAFFER ML, 1981. Minimum population sizes for species conservation [J]. BioScience, 31(2): 131−134.

SHI YC, JIANG YS, QIN F, et al., 2020. Study on photosynthetic characteristics of rare and endangered plant *Annamocarya sinensis* [J]. J Guangxi Acad Sci, 127(1): 79−83. [史艳财，蒋运生，覃芳，等，2020. 珍稀濒危植物喙核桃的光合特性研究[J]. 广西科学院学报，127(1)：79−83.]

State Forestry Administration of China, 2010. The Implementation Plan of Rescuing and Conserving China's PSESP (2010–2015) (non public publication). State Forestry Administration, Beijing, China. [国家林业局，2010. 全国极小种群野生植物拯救保护

实施方案(2010−2015). 非正式出版材料]

State Forestry Administration of China, 2011. Comprehensive Plan of Rescuing and Conserving China's PSESP (2011–2015) (non public publication). State Forestry Administration, Beijing, China. [国家林业局，2011. 全国极小种群野生植物拯救保护工程规划(2011−2015). 非正式出版材料]

SUN WB, 2013. Conservation of plant species with extremely small populations in Yunnan: Practice and exploration [M]. Kunming: Yunnan Science and Technology Press: 1−100. [孙卫邦, 2013. 云南省极小种群野生植物保护: 实践与探索 [M]. 昆明: 云南科技出版社: 1−100.]

SUN WB (Guest Editor-in-Chief), 2016. Special issue for plant species with extremely small populations [J]. Plant Divers, 38(5): 207-258.

SUN WB, HAN CY, 2015. Researches and conservation for plant species with extremely small populations (PSESP) [J]. Biodivers Sci, 23(3): 426−429. [孙卫邦，韩春艳，2015. 论极小种群野生植物的研究及科学保护 [J]. 生物多样性，23(3)：426−429.]

SUN WB, MA YP, BLACKMORE S, 2019. How a new conservation action concept has accelerated plant conservation in China [J]. Trends Plant Sci, 24(1): 4−6.

SUN WB, YANG J, DAO ZL, 2019. Study and conservation of plant species with extremely small populations (PSESP) in Yunnan Province, China [M]. Beijing: Science Press: 1−296. [孙卫邦，杨静，刀志灵，2019. 云南省极小种群野生植物研究与保护 [M]. 北京：科学出版社：1−296.]

TANG R, LI Y, XU YL, et al., 2020. *In situ* and *ex situ* pollination biology of the four threatened plant species and the significance for conservation [J]. Biodivers Conserv, 29(2): 381−391.

TAO LD, HAN CY, SONG K, et al., 2020. A tree species with an extremely small population: recategorizing the critically endangered *Acer yangbiense* [J]. Oryx, 54(4): 474−477.

TEIXEIRA JC, HUBER CD, 2021. The inflated significance of neutral genetic diversity in conservation genetics [J]. Prod Natl Acad Sci USA, 118(10): e2015096118.

VAN ROSSUM F, HARDY OJ, 2020. Guidelines for genetic monitoring of translocated plant populations [J]. Conserv Biol, in press.

VOLIS S, DENG T, 2020. Importance of a single population demographic census as a first step of threatened species conservation planning [J]. Biodivers Conserv, 29(2): 527−543.

WANG B, 2017. Conservation biology of *Manglietia ventii* N.V. Tiep (Magnoliaceae), a plant species with extremely small populations [D]. Kunming: Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences: 53−84. [王斌, 2017. 极小种群野生植物毛果木莲的保护生物学研究[D] 昆明：中国科学院昆明植物研究所：53−84.]

WANG B, CHEN G, LI CR, et al., 2017. Floral characteristics and pollination ecology of *Manglietia ventii* (Magnoliaceae), a plant species with extremely small populations (PSESP) endemic to South Yunnan of China [J]. Plant Divers, 39(1): 52−59.

WANG W, FENG CT, LIU FZ, et al., 2020. Biodiversity conservation in China: A review of recent studies and practices [J]. Environ Sci Technol, 2: 100025.

WANG W, YANG JJ, LUO XY, et al., 2019. Assessment of potential habitat for *Firmiana danxiaensis*, a plant species with extremely small populations in danxiashan national nature reserve based on Maxent model [J]. Sci Silv Sin, 55(8): 19−27. [王卫，杨俊杰，罗晓莹，等，2019. 基于 Maxent 模型的丹霞山国家级自然保护区极小种群植物丹霞梧桐的潜在生境评价 [J]. 林业科学，55(8)：19−27.]

WIKELSKI M, COOKE SJ, 2006. Conservation physiology [J]. Trends Ecol Evol, 21(1): 38−46.
WILLI Y, FRACASSETTI M, ZOLLER S, et al., 2018. Accumulation of mutational load at the edges of a species range [J]. Mol Biol Evol, 35(4): 781−791.
WU LD, LI TT, FU GL, et al., 2020. Niche and interspecific relationship of the wild plant *Styrax zhejiangensis* with extremely small population [J]. J Zhejiang Univ (Agric & Life Sci), 46(4): 459−474. [吴霖东，李婷婷，傅国林，等，2020. 极小种群野生植物浙江安息香的生态位和种间关系 [J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版)，46(4)：459−474.]
XU CQ, LIU H, ZHOU SS, et al., 2019. Genome sequence of *Malania oleifera*, a tree with great value for nervonic acid production [J]. Gigascience, 8(2): giy164.
YANG J, CAI L, LIU DT, et al., 2020. China's conservation program on plant species with extremely small populations (PSESP): Progress and perspectives [J]. Biol Conserv, 244: 108535.
YANG J, CHEN G, SUN WB, 2018. Conserving *Firmiana major*, a tree species endemic to China [J]. Oryx, 52(2): 211.
YANG J, GAO ZR, SUN WB, et al, 2016. High regional genetic differentiation of an endangered relict plant *Craigua yunnanensis* and implications for its conservation [J]. Plant Divers, 38: 221−226.
YANG J, WARISS HM, TAO LD, et al., 2019. *De novo* genome assembly of the endangered *Acer yangbiense*, a plant species with extremely small populations endemic to Yunnan of China[J]. Gigascience, 8: 1−10.
YANG J, ZHAO LL, YANF JB, et al., 2015. Genetic diversity and conservation evaluation of a critically endangered endemic maple, *Acer yangbiense*, analyzed using microsatellite markers[J]. Bio Chem Syst Ecol, 60:193−198.
YANG WZ, XIANG ZY, ZHANG SS, et al., 2015. Plant species with extremely small populations (PSESP) and their significance in China’s national plant conservation strategy [J]. Biodivers Sci, 23(3): 419−425. [杨文忠，向振勇，张珊珊，等，2015. 极小种群野生植物的概念及其对我国野生植物保护的影响 [J]. 生物多样性，23(3)：419−425.]
YANG YZ, MA T, WANG ZF, et al., 2018. Genomic effects of population collapse in a critically endangered ironwood tree *Ostrya rehderiana* [J]. Nat Commun, 9(1): 5449.
YUANG YZ, XAI CX, GUO Y, et al., 2019. Study on the cutting and grafting of *Aquilaria sinensis* (Lour.) Spreng [J]. J Anhui Agric Sci, 47(1): 115-117,126. [袁志永，蔡楚雄，郭韵，等，2019. 土沉香扦插和嫁接技术研究 [J]. 安徽农业科学，47(1)：115-117, 126.]
YAO G, LIU DT, SUN WB, et al., 2020. Rediscovery of *Rhododendron adenosum* in south-west China [J]. Oryx, 54(5): 601−601.
ZHANG M, ZHOU L, BAWA R, et al., 2016. Recombination rate variation, hitchhiking, and demographic history shape deleterious load in poplar [J]. Mol Biol Evol, 33(11): 2899−2910.
ZHANG XM, 2020. The natural hybridization origin of *Rhododendron pubicostatum* T. L. Ming, a plant species with extremely small populations [D]. Kunming: Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences: 1−96. [张雪梅，2020. 极小种群野生植物毛脉杜鹃的自然杂交起源研究[D]. 昆明：中国科学院昆明植物研究所：1−96.]
ZHANG XM, QIN HT, XIE WJ, et al., 2020. Comparative population genetic analyses suggest hybrid origin of *Rhododendron pubicostatum*, an endangered plant species with extremely

small populations endemic to Yunnan, China [J]. Plant Divers, 42(4): 312−318.

ZHAO LL, 2011. Genetyic diversity of the critically endangered Yangbi maple: *Acer yangbiense* (Aceraceae) [D]. Kunming: Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences: 1−72. [赵琳琳，2011. 极度濒危植物漾濞槭的遗传多样性研究[D]. 昆明：中国科学院昆明植物研究所：1−72.]

ZHAO ZX, WANG Y, ZANG ZH, et al., 2020. Climate warming has changed phenology and compressed the climatically suitable habitat of *Metasequoia glyptostroboides* over the last half century [J]. Glob Ecol Conserv, 23: e01140.

ZIZKA A, SILVESTRO D, VITT P, et al., 2021. Automated conservation assessment of the orchid family with deep learning [J]. Conserv Biol, 35(3): 897−908.